

УДК 599.735.5 : 591.111.8 + 576.895.773.4

ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ УРОВНЕМ ЧИСЛЕННОСТИ ОВЕЧЬЕГО ОВОДА И ИММУННЫМ ОТВЕТОМ ХОЗЯИНА

© В. А. Марченко

Рассматривается зависимость показателей численности личинок, их биомассы и характеристик иммунного ответа в ИФА на организменном и популяционном уровнях организации паразитарных систем овчего овода. Установлено, что в большинстве выборок распределение личинок в популяции хозяина и распределение показателей уровня специфических антител в сыворотках крови животных хорошо соответствуют модели негативного биномиального распределения. На организменном уровне в паразитарной системе не выявлено строгой зависимости численности личинок от уровня специфических антител в сыворотке крови животных. На популяционном уровне установлена высокая коррелятивная зависимость показателей средней численности, распределения личинок со средними значениями экстинции в ИФР и средним уровнем специфических антител в сыворотке крови популяции хозяина. Показана возможность опосредованного контроля численности личинок овода посредством определения в ИФА среднего уровня специфических антител в популяции хозяина.

В естественной регуляции численности овчего овода важная роль принадлежит защитным силам организма хозяина, под их воздействием погибает более 90 % паразитирующих личинок (Семенов, 1981; Марченко, 1985). Ряд исследователей в механизме элиминации личинок основную роль отводят специфическим фактам иммунитета (Bautista-Garfias e. a., 1982; Марченко, 1989; Аязбаев, 1990, и др.). Данное обстоятельство предполагает тесную зависимость уровня специфического ответа и численности паразита. Однако такая зависимость далеко не всегда просматривается как в паразитарных системах овчего овода, так и в других системах представителей Oestroidea (Калинина, Сивков, 1978; Ribbeck e. a., 1984; Ilchman, Niepe, 1985; Pruett, Barrett, 1985; Bautista-Garfias, Angulo-Coutreras, 1988; Escaptin-Pena, Bautista-Garfias, 1993).

Выяснение действительной роли регуляторных механизмов в становлении и функционировании паразитарной системы, прагматический интерес использования знаний количественных показателей взаимодействия паразита и хозяина и обусловили наши усилия по изучению характеристик иммунного ответа и численности овода на различных уровнях структурно-функциональной организации паразитарных систем.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В исследованиях использовался материал 1977–1995 гг. из 8 овцеводческих районов Новосибирской, Иркутской, Читинской обл. и республики Алтай. Паразитологическому и иммунологическому обследованиям подвергались спонтанно инвазированные овцы возраста двух лет и более, отрицательным контролем для постановки серологических реакций служил молодняк овец текущего года рождения, содержащийся в условиях, исключающих естественное заражение.

У спонтанно инвазированных животных кровь для исследований брали на мясокомбинате перед убоем. Убитых животных обследовали, проводили сбор всех обнаруженных личинок с последующим их взвешиванием.

Для статистических расчетов использовали результаты обследований 28 популяций овец, проведенных нами в весенний период с 1977 по 1995 г. в различных овцеводческих районах Сибири.

По результатам вскрытий подсчитывали среднюю численность личинок (СЧ), экстенсивность инвазии (ЭИ), биомассу личинок (в мг) в каждом инвазированном животном (БМ) и среднюю биомассу личинок в выборке из популяции хозяина (БМ_с).

Постановку иммуноферментной реакции (ИФР) осуществляли в „сэндвич”-варианте на полистероловых планшетах фирмы „Flow”. Антигеном служил обезжиренный и обработанный ультразвуком гомогенат личинок овечьего овода всех возрастов по схеме, описанной ранее (Марченко, Марченко, 1989), в разведении 1 : 200. Испытуемые сыворотки титровали двукратным шагом с разведением 1 : 100 до 1 : 800 в 0.1 М бикарбонатном буфере с добавлением 0.05 %-ного Твина-20. Коньюгат – кроличий антитела к IgG быка (IgG быка гомологичны с IgG овцы на 93 %; Curtain, Fudenberg, 1973) с пероксидазой использовали в разведении 1 : 1000 в том же буферном растворе. В качестве субстрата использовали 0.5 М натрий-цитратный буфер, pH 5.2, 0.5 %-ный О-фенилендиамин, 0.01 %-ную перекись водорода. После развития окраски реакционной смеси в лунках ферментативную реакцию останавливали 6 М серной кислотой. Учет результатов проводили по оптической плотности при длине волны 490 нм при помощи ридера „Multiscan” M-2550, фирмы „Bio-Rad” США и представляли их в величинах ΔE – частное от деления показателя экстинции испытуемой сыворотки на тот же показатель отрицательной сыворотки в том же разведении (Баллад и др., 1982). Диагностический уровень ΔE при оценке иммунного ответа у спонтанно инвазированных животных выбирали эмпирическим путем, который для обследований, проведенных в марте, составил 1.2, в апреле – 1.3, в мае – 1.4.

Для количественной оценки специфических антител к антигенам личинок применяли метод тестирования антител по стандартной кривой. В качестве стандарта использовали аффинно очищенный сывороточный IgG. Иммуносорбент готовили на основе BrCN-сепарозы 4B („Pharmacia”, Швеция). Лигандом служили белки гомогената личинок овечьего овода, дialisированного против 0.1 М бикарбонатного буфера. Для каждой исследуемой сыворотки определялись показатели ΔE , уровень специфических антител в мг/мл (АТ), для каждой выборки из популяций рассчитывали средние значения ΔE_c и уровня антител (AT_c).

Цифровые материалы исследований подвергнуты статистической обработке (Рокицкий, 1961; Урбах, 1964). По мере необходимости приведены количество обследованных животных (n), средняя арифметическая (M), ее ошибка ($\pm m$), дисперсия, показатели эксцесса и коэффициенты асимметрии, доверительный интервал при 95 %-ном уровне значимости; проводились корреляционный и регрессионный анализы. Показатели численности паразитирующих личинок, их биомассы в животных, показатели ΔE и уровня специфических антител в испытуемых

сыворотках сопоставлялись на соответствие модели негативного биномиального распределения (НБР) согласно рекомендациям Бреева (1972). В материалах для некоторых рядов приводится значение экспоненты распределения k , ее ошибки (m_k) и вероятности – p . Начальное значение k получено методом моментов, уточненное – в соответствующих случаях методом пропорции нулевого члена или методом максимального подобия. Соответствие теоретических и эмпирических рядов распределения определялось по критерию хи-квадрат (χ^2).

Показатели зараженности и иммунного ответа у отдельных животных характеризуют взаимоотношения между паразитом и хозяином на организменном уровне, а их средние и суммарные значения (для численности) – на популяционном.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основные статистические характеристики зараженности обследуемых животных, численности паразитирующих личинок, показателей экстинции (ΔE) при постановке ИФР, уровня специфических антител в сыворотке крови представлены в табл. 1.

Экстенсивность инвазии в различных популяциях находилась в пределах 8.8–90.3 %, средняя численность – 0.55 ± 0.4 – 11.24 ± 1.96 , средняя биомасса личинок – 14.11 ± 13.31 – 169.5 ± 413.9 мг, средний показатель экстинции ΔE – 1.413 ± 0.06 – 3.912 ± 2.13 . Все эти показатели в выборках рассмотрены на соответствие модели негативного биномиального распределения. Их соответствие модели предполагало бы хорошую возможность получения статистических значений зараженности через опосредованные характеристики (уровень антител, показатель ΔE). Однако анализ параметров распределения показателей говорит о том, что соответствие модели негативного бинома просматривается далеко не во всех выборках. Так, удовлетворительное соответствие эмпирических и теоретических рядов по критерию χ^2 наблюдается для выборок численности паразитирующих личинок и уровня специфических антител ($0.3 < P < 0.8$). Напротив, для показателей ΔE и средней биомассы соответствия модели не просматривается – практически все значения $P < 0.3$, а в ряде выборок распределение показателей экстинции приближается к нормальному. Последнее обстоятельство существенно снижает ценность показателя в качестве опосредованной характеристики уровня численности.

Количественная оценка зависимости рассматриваемых показателей проведена при помощи корреляционного анализа. Результаты, полученные при анализе данных по индивидуальным животным (организменный уровень) в пределах каждой из изученных популяций, приведены в табл. 2. Высокая коррелятивная зависимость существует между численностью и биомассой личинок в организме хозяина ($r = 0.451$ – 0.91), эта связь очевидна и иной быть не может. Довольно разнородной оказывается зависимость других показателей в выборках. Так, значение r между численностью личинок и показателем ΔE близко к значимому уровню только в половине выборок, то же самое можно сказать о двух других парах сопоставляемых характеристик. Таким образом, можно заключить, что не во всех выборках выражена положительная корреляционная связь между численностью паразитирующих личинок, их биомассой и уровнем специфических антител в сыворотке крови организма хозяина, а также показателем ΔE при постановке ИФР.

Определенный интерес, как теоретический, так и прагматический, представляют знания подобных зависимостей и на популяционном уровне структурно-функциональной организации паразитарных систем. В табл. 3 рассмотрена зависимость показателей численности (СЧ, ЭИ, БМ_с) и иммунного ответа популяции

Таблица 1
Статистические показатели распределения личинок овечьего овода, их биомассы,
показателей экстинции в ИФА и уровня специфических антител
Table 1. Statistical data of sheep bot fly larvae distribution, their biomass,
data of extinction in ELISA and specific antibodies

Место обследования овец	Период обследования	Коли-чество животных	ЭИ, %	Параметры негативного биномиального распределения					Вероятность случайности различия эмпирических и теоретических рядов
				показатели	дисперсия	среднее $M \pm m$	экспонента $k \pm m_k$	вероятность p	
Горный Алтай, Усть-Канский р-н	Март	38	44.7	СЧ	29.05	2.18 ± 0.87	0.3889 ± 0.12	0.162	$0.5 < P < 0.6$
	"	38	44.7	АТ	1.3	0.57 ± 0.19	0.4232 ± 0.06	0.052	$0.4 < P < 0.5$
	"	38	44.7	БМ	462 ²	151.5 ± 75	0.2255 ± 0.18	0.392	$0.3 < P < 0.4$
	"	38	44.7	ΔЕ	13.69	1.413 ± 0.06	1.8222 ± 0.31	0.125	$0.05 < P < 0.1$
Горный Алтай, Усть-Коксин- ский р-н	Апрель	49	77.2	СЧ	38.94	3.89 ± 0.89	1.4751 ± 0.19	0.301	$0.6 < P < 0.7$
	"	49	77.2	АТ	0.77	0.39 ± 0.12	0.5272 ± 0.63	0.196	$0.3 < P < 0.4$
	"	49	77.2	БМ	396 ²	125.2 ± 56.5	1.6512 ± 0.33	0.213	$0.1 < P < 0.2$
	"	49	77.2	ΔЕ	7.14	2.215 ± 0.31	3.9781 ± 1.82	0.196	$0.05 < P < 0.1$
Горный Алтай, Шебалинский р-н	"	34	8.8	СЧ	5.57	0.55 ± 0.4	0.0939 ± 0.03	0.118	$0.2 < P < 0.3$
	"	34	8.8	АТ	1.08	0.05 ± 0.17	0.0292 ± 0.07	0.136	$0.3 < P < 0.4$
	"	34	8.8	БМ	5975	14.11 ± 13.3	0.0588 ± 0.03	0.087	$0.1 < P < 0.2$
	"	34	8.8	ΔЕ	31.2	2.061 ± 0.96	4.475 ± 1.95	0.093	$P < 0.005$
Новосибирская обл., Купин- ский р-н	"	58	58.6	СЧ	58.83	4.76 ± 1.01	0.8285 ± 0.09	0.088	$0.6 < P < 0.7$
	"	58	58.6	АТ	0.41	0.43 ± 0.08	0.687 ± 0.18	0.238	$0.3 < P < 0.4$
	"	58	58.6	БМ	522 ²	245.1 ± 68.5	0.254 ± 0.1	0.255	$0.2 < P < 0.3$
	"	58	58.6	ΔЕ	0.46	1.924 ± 0.09	2.5863 ± 1.17	0.387	$P < 0.005$

Таблица 1 (продолжение)

Новосибирская обл., Каргат- ский р-н	Май	32	78.1	СЧ	33.64	5.84 ± 1.03	1.5345 ± 0.24	0.114	$0.7 < P < 0.8$
		32	78.1	АТ	0.25	0.46 ± 0.09	1.1181 ± 0.15	0.392	$0.6 < P < 0.7$
		32	78.1	БМ	1063 ²	962.7 ± 187	1.7153 ± 0.54	0.285	$0.025 < P < 0.05$
		32	78.1	ΔЕ	4.54	2.192 ± 1.09	3.9745 ± 2.26	0.418	$0.1 < P < 0.2$
Новосибирская обл., Доволен- ский р-н	Апрель	59	76.2	СЧ	64.48	5.83 ± 1.05	1.2968 ± 0.18	0.14	$0.3 < P < 0.4$
		59	76.2	АТ	1.19	0.49 ± 0.14	0.3436 ± 0.19	0.249	$0.3 < P < 0.4$
		59	76.2	БМ	484 ²	325.5 ± 63	0.6375 ± 0.15	0.268	$P < 0.05$
		59	76.2	ΔЕ	82.3	3.071 ± 0.12	13.161 ± 10.3	0.236	$0.05 < P < 0.1$
Читинская обл., Дульдургин- ский р-н		31	90.3	СЧ	111.3	11.24 ± 1.96	3.7938 ± 4.04	0.586	$0.5 < P < 0.6$
		31	90.3	АТ	0.76	0.76 ± 0.16	0.8932 ± 0.76	0.312	$0.4 < P < 0.5$
		31	90.3	БМ	2228 ²	1691 ± 413	1.7379 ± 0.21	0.117	$0.05 < P < 0.1$
		31	90.3	ΔЕ	0.014	3.912 ± 2.13	18.026 ± 11.2	0.05	$P < 0.005$
Иркутская обл., Ольхонский р-н	Май	53	82.4	СЧ	124.3	9.37 ± 1.53	1.5138 ± 0.25	0.423	$0.3 < P < 0.4$
		53	82.4	АТ	1.12	0.67 ± 0.14	0.8783 ± 0.74	0.265	$P < 0.05$
		53	82.4	БМ	421 ²	898.5 ± 57.8	1.8367 ± 0.89	0.175	$0.05 < P < 0.1$
		53	82.4	ΔЕ	3.84	3.092 ± 0.28	8.7711 ± 3.54	0.299	$P < 0.05$

Таблица 2
Зависимость показателей численности овечьего овода
и уровня иммунного ответа организма хозяина

Table 2. Dependence of sheep gad fly number data and immunity response
level of host organism

Географическая популяция	Численность и биомасса	Численность и ΔE	Численность и уровень антител	Биомасса и уровень антител
Горный Алтай, Усть-Канский р-н	0.91***	0.469**	0.661***	0.642***
Горный Алтай, Усть-Коксин- ский р-н	0.831***	0.519***	0.71***	0.735***
Горный Алтай, Шебалинский р-н	0.928***	0.429*	0.284	0.333
Новосибирская обл., Купин- ский р-н	0.545***	0.29*	0.055	-0.088
Новосибирская обл., Каргат- ский р-н	0.588**	0.452*	0.471*	0.416*
Новосибирская обл., Доволен- ский р-н	0.451**	-0.001	-0.061	0.084
Читинская обл., Дульдургин- ский р-н	0.717***	0.213	0.164	0.073
Иркутская обл., Ольхонский р-н	0.735***	0.491***	0.505***	0.529***

Примечание. * <0.05 ; ** <0.01 ; *** <0.001 .

хозяина (ΔE_c , AT_c). В отличие от организменного на популяционном уровне все рассматриваемые характеристики хорошо коррелируют друг с другом, достоверные значения коэффициентов корреляции находятся в пределах 0.74–0.91. Все это говорит о достоверной зависимости численности паразитирующих личинок и уровня иммунного ответа популяции хозяина. И это обстоятельство позволяет надеяться на возможность опосредованного сложения за численностью популяции овечьего овода через получение количественных характеристик уровня специфических сывороточных антител в популяции хозяина. В этой связи небезинтересно рассмотреть зависимость некоторых основных параметров негативного биномиального распределения показателей численности личинок, количества специфических антител в организме хозяина и популяционных характеристик, рассмотренных выше (СЧ, ЭИ, BM_c , ΔE_c , AT_c). Тесная связь некоторых из них предполагает возможные прикладные перспективы. Обращаясь вновь к табл. 3, мы видим, что

Таблица 3
Зависимость показателей численности овечьего овода
и уровня иммунного ответа популяции хозяина

Table 3. Dependence of sheep bod fly number data and immunity response
level of host population

Наименование характеристики	СЧ	ЭИ	БМ _с	ΔЕ _с	АТ _с	k _ч	p _ч	k _{ат}	p _{ат}
Средняя численность (СЧ)	1	0.84*	0.9**	0.86*	0.74*	0.91**	0.79*	0.53	0.69
Зарожденность (ЭИ)	0.84*	1	0.67	0.63	0.8	0.75*	0.57	0.73	0.65
Средняя биомасса (БМ _с)	0.9**	0.67	1	0.77*	0.72	0.9**	0.75*	0.75	0.71
Показатель экстинции в ИФА (ΔЕ _с)	0.86*	0.63	0.77*	1	0.65	0.84*	0.78*	0.34	0.57
Уровень специфических антител (АТ _с)	0.74*	0.8	0.72	0.65	1	0.7	0.62	0.67	0.33
Экспонента в НБР средней численности (k _ч)	0.91**	0.75*	0.9**	0.84*	0.7	1	0.84*	0.59	0.62
Вероятность в НБР средней численности (p _ч)	0.79*	0.57	0.75*	0.78*	0.62	0.84*	1	0.39	0.25
Экспонента в НБР уровня антител (k _{ат})	0.53	0.73	0.57	0.34	0.67	0.59	0.39	1	0.78*
Вероятность в НБР уровня антител (p _{ат})	0.69	0.65	0.71	0.57	0.33	0.62	0.25	0.78*	1

параметры k_ч, p_ч, k_{ат}, p_{ат} хорошо коррелируют с этими популяционными характеристиками. Так, значения коэффициентов корреляции экспоненты НБР численности и популяционных характеристик находятся в пределах 0.7–0.91; соответственно величины вероятности НБР численности личинок 0.57–0.79, экспоненты НБР уровня специфических антител 0.34–0.75, вероятности НБР уровня антител 0.33–0.71, из них только два значения коэффициентов являются незначимыми. В свою очередь зависимость характеристик НБР численности личинок и уровня антител (k_ч, p_ч, k_{ат}, p_{ат}) между собой менее выражена ($r = 0.25$ и 0.59).

Таким образом, зная о тесной функциональной зависимости статистических показателей численности личинок с прямыми и косвенными показателями специфических антител на популяционном уровне и предполагая таковую же в каждой конкретной популяции, можно при наличии последних получить статистические

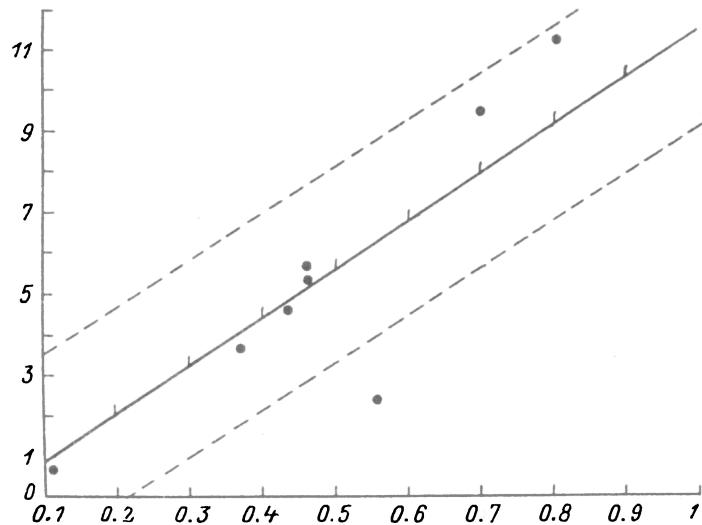
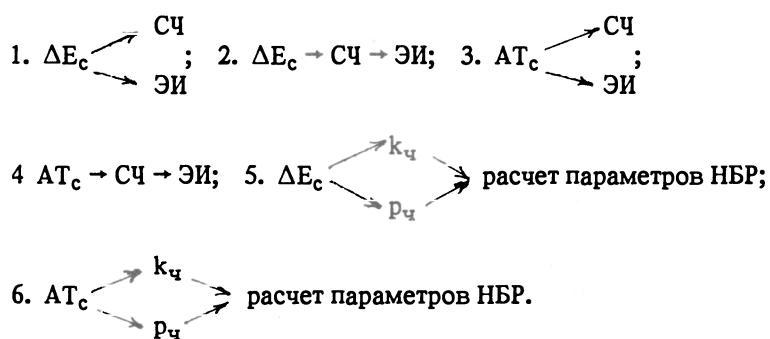


Рис. 1. Зависимость среднего уровня специфических антител (AT_c) и численности личинок (M_{IO}).

Сплошная линия – теоретическая линия регрессии $x = -0.3 + 11.83y$; штриховые линии – 95 %-ный доверительный интервал; черные кружки – эмпирические значения; по оси абсцисс – средняя численность, экз.; по оси ординат – средний уровень антител, мг/мл.

Fig. 1. Dependence of the mean level of specific antibodies (AT_c) and the number of larvae (M_{IO}).

характеристики первых. Иными словами, исследуя репрезентативную выборку сывороток крови, можно получить исчерпывающие характеристики численности паразитирующих личинок (среднюю численность, экстенсивность инвазии, эмпирические частоты заражения). В практических целях вполне достаточно двух первых характеристик. Теоретически возможно несколько вариантов получения этих характеристик.



Этим не исчерпывается перечень вариантов, возможны и другие комбинации поиска параметров зараженности. Рассмотрение всех вариантов в рамках настоящей работы вряд ли оправдано, остановимся только на наиболее практически приемлемых.

Характеристика ΔE_c коррелирует с показателями СЧ и ЭИ в значениях 0.86 и

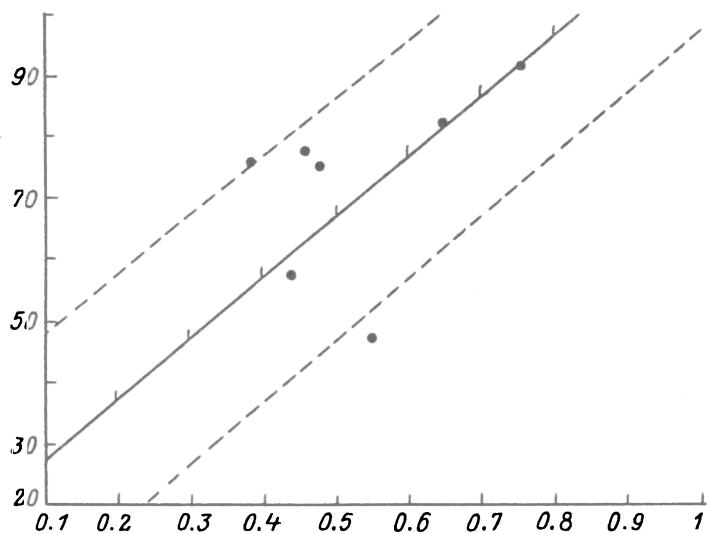


Рис. 2. Зависимость среднего уровня специфических антител (AT_c) и экстенсивности заражения животных.

Сплошная линия — теоретическая линия регрессии $x = 16.88 + 99.801y$; штриховые линии — 95 %-ный доверительный интервал; черные кружки — эмпирические значения; по оси абсцисс — экстенсивность инвазии, %; по оси ординат — уровень антител, мг/мл.

Fig. 2. Dependence of the mean level of specific antibodies (AT_c) and the extensive infection rate of animals.

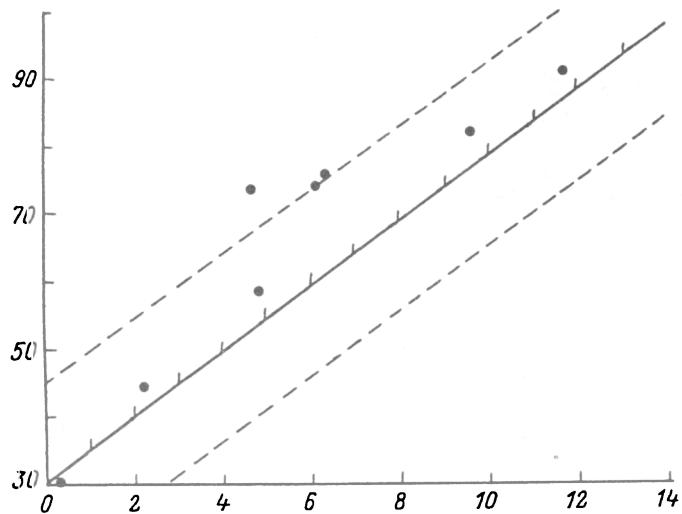


Рис. 3. Зависимость показателей средней численности личинок и экстенсивности заражения животных.

Сплошная линия — теоретическая линия регрессии $x = 30.64 + 4.823y$; штриховые линии — 95 %-ный доверительный интервал; черные кружки — эмпирические значения; по оси абсцисс — экстенсивность инвазии, %; по оси ординат — средняя численность, экз.

Fig. 3. Dependence of the indices of the mean larva number and the extensive infection rate of animals.

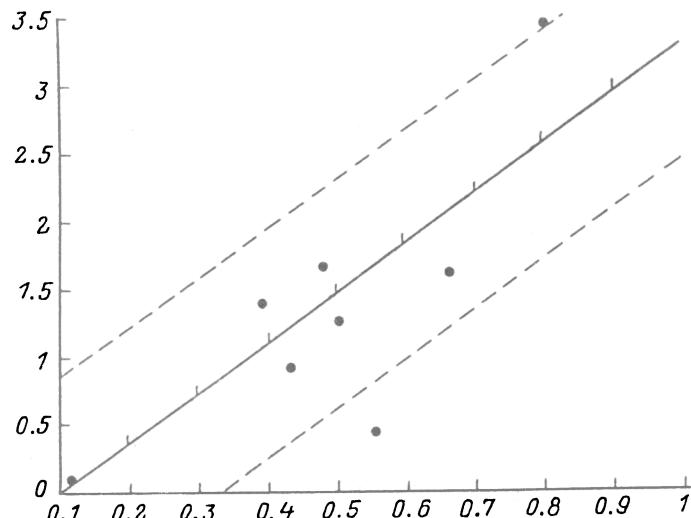


Рис. 4. Зависимость среднего уровня специфических антител (AT_c) и экспоненты НБР численности личинок (k_u).

Сплошная линия — теоретическая линия регрессии $y = -0.4 + 3.703x$; штриховые линии — 95 %-ный доверительный интервал; черные кружки — эмпирические значения; по оси абсцисс — экспоненты НБР численности, k ; по оси ординат — средний уровень антител, мг/мл.

Fig. 4. Dependence of the mean level specific antibodies (AT_c) and the negative binomial distribution exponent of the larva number (k_u).

0.63, их функциональную связь можно формализовать в виде уравнений линейной регрессии

$$\text{для СЧ } y = 1.4 + 0.198x, \text{ где } y - \Delta E_c, x - \text{СЧ}; \quad (1)$$

$$\text{для ЭИ } y = 1.26 + 0.019x, \text{ где } y - \Delta E_c, x - \text{ЭИ}. \quad (2)$$

На рис. 1 и 2 представлена зависимость средних показателей экстинции в ИФР, средней численности личинок и экстенсивности заражения популяций хозяина. Из рис. 1 видно, что из 8 эмпирических значений средней численности популяции два не вписываются в 95 %-ный доверительный интервал, но они близки к его границам и в целом подобный расчет можно признать удовлетворительным. Несколько иная ситуация просматривается на рис. 2, где эмпирические значения зараженности популяций на 50 % не совпадают с таковыми расчетными, подобный уровень совпадения неприемлем для оценки зараженности.

В паразитологии хорошо известна тесная зависимость показателей экстенсивности заражения хозяина и средней численности паразита. При сопоставлении таковых показателей из 28 популяций овечьего овода, обследованных нами в весенний период, выяснено, что коэффициент корреляции составил 0.776, а функциональная связь может быть выражена уравнением

$$\text{для ЭИ } x = 30.64 + 4.823y, \text{ где } x - \text{ЭИ}, y - \text{СЧ}. \quad (3)$$

Графически эта зависимость представлена на рис. 3, из которого видно, что эмпирические значения рассматриваемых популяций в основном близки к расчетным.

Высокая зависимость среднего уровня специфических антител и показателей

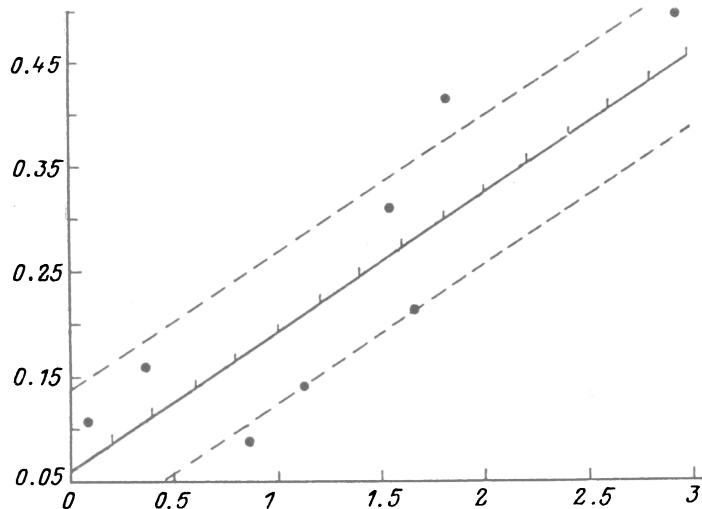


Рис. 5. Зависимость параметров НБР (k и p) численности личинок.

Сплошная линия – теоретическая линия регрессии $x = 0.06 + 0.133y$; штриховые линии – 95 %-ный доверительный интервал; черные кружки – эмпирические значения; по оси абсцисс – вероятность НБР численности, p ; по оси ординат – экспонента НБР численности, k .

Fig. 5. Dependence of the negative binomial distribution parameters (k and p) and the number of larvae.

зараженности животных (AT_c и СЧ $r = 0.737$; AT_c и ЭИ $r = 0.797$) позволила формализовать ее в виде уравнений линейной регрессии 4 и 5

$$\text{для СЧ } x = -0.3 + 11.83y, \text{ где } x - \text{СЧ}, y - AT_c; \quad (4)$$

$$\text{для ЭИ } x = 16.88 + 99.801y, \text{ где } x - \text{ЭИ}, y - AT_c. \quad (5)$$

Рассчитанные по этим формулам теоретические значения удовлетворительно соответствуют эмпирическим показателям зараженности. Графическое отображение теоретической линии регрессии и эмпирических характеристик представлены на рис. 1 и 2. Практически только одна выборка не вписывается в 95 %-ный доверительный интервал. Получение более полных сведений о численности личинок может быть возможно через определение параметров НБР (k_q и p_q) по значениям ΔE_c и AT_c . Наиболее тесная зависимость выявлена между: k_q и $\Delta E_c - r = 0.838$; k_q и $AT_c - r = 0.704$; k_q и $p_q - r = 0.841$. Их функциональная связь может быть выражена следующими уравнениями

$$\text{для } k_q \quad x = -1.53 + 1.164y, \text{ где } x - k_q, y - \Delta E_c; \quad (6)$$

$$\text{для } k_q \quad x = -0.4 + 3.703y, \text{ где } x - k_q, y - AT_c; \quad (7)$$

$$\text{для } p_q \quad x = 0.06 + 0.133y, \text{ где } x - p_q, y - k_q. \quad (8)$$

Теоретические линии регрессии и эмпирические значения представлены на рис. 3–5. Из этих рисунков видно, что большинство эмпирических характеристик находится в рамках доверительного интервала. Таким образом, путем решения этих уравнений можно рассчитать значения k и p для паразитирующих личинок в популяции хозяина, а для вычисления частот распределения необходимо провести разложение бинома $p^k (1 - q)^{k-q}$, что подробно описано в соответствующем руководстве Брееза (1972).

ОБСУЖДЕНИЕ

Представление о размерности какого-либо показателя дает среднее его значение, однако в изучении экологии паразитов этого явно недостаточно, в большинстве случаев необходимо знать характер распределения. Именно характер распределения во многом определяет напряженность взаимоотношений в паразитарных системах и связанные с ними прагматические последствия. Иными словами, рассматривая конкретный случай, знания количества паразитирующих личинок овода в каждом животном позволяют точнее оценить экономический ущерб и регламентировать характер вмешательства в паразитарную систему. Распределение большинства показателей численности паразитирующих личинок, их биомассы, количества специфических антител и в некоторых случаях показателей экстинции сывороток в ИФА имеют перерассеченный характер: величина дисперсии значительно превышает среднее значение (табл. 1). Перерассеченное распределение описывается с помощью многих математических моделей, однако для паразитических видов наиболее подходящим и дающим наилучшее совпадение является отрицательное биномиальное распределение (Бреев, 1968, 1972; Bart, Minar, 1984; Фрисман и др., 1973, 1975). Проведенное нами ранее сопоставление выборок из популяций личинок овечьего овода с другими математическими моделями распределений – нормального, биномиального и Пуассона – не принесло положительных результатов (Марченко, 1992).

Анализируя литературные сведения и материалы собственных исследований, приходим к выводу, что показатели серологических реакций (табл. 2) далеко не всегда согласуются с количественными характеристиками паразитирующих личинок. Так, коэффициенты корреляции между численностью паразитирующих личинок в хозяине и показателем ΔE находятся в пределах 0.001–0.519, из них половина с значимостью, близкой к 0.5; между численностью и уровнем специфических антител – 0.055–0.71, значимых – 50%; между биомассой и уровнем антител – 0.073–0.735, из них значимых – 37.5 %.

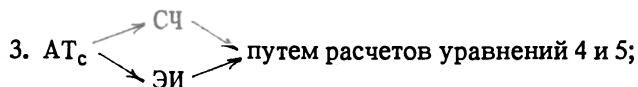
Все это не соответствует представлению о существенной роли специфического иммунитета в механизме регуляции численности паразита. Подобные неадекватные характеристики иммунного ответа на организменном уровне, вероятнее всего, объясняются следующим: в силу полиморфизма в популяции хозяина представлены особи с различным уровнем специфической и неспецифической реактивности, зависящей как от возраста хозяина, так и от характера предшествующих встреч с паразитом (кратность инвазирования и численность) и др. Кроме того, на показатели зараженности накладывает отпечаток тот факт, что в весенний период личинки покидают хозяина и в выборке оказываются животные без паразитов, но со значительным уровнем специфических антител. Все эти факторы в значительной мере нивелируют рассматриваемую зависимость.

Сделать окончательное суждение о роли иммунитета можно, лишь проследив взаимоотношения в паразитарной системе на популяционном уровне. В отличие от организменного уровня на популяционном прослеживается высокая корреляционная связь практически во всех выборках (табл. 3), что указывает на высокую функциональную зависимость уровней численности и специфических антител. Все это говорит о том, что становление и регуляция численности паразита, скорее всего, осуществляется на популяционном уровне.

В дополнение к этому суждению можно привести и тот факт, что средняя численность овечьего овода в ряде сибирских популяций при отсутствии целевого антропогенного пресса поддерживается на уровнях 2–3-кратно отличающихся даже при условии 100 %-ного заражения (Марченко, Семенов, 1981). Из вышеизложенного следует, что для получения более точных опосредованных показателей

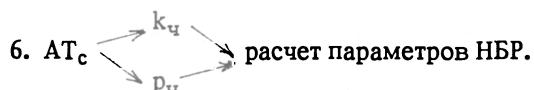
численности овода необходимы знания внутрипопуляционных характеристик численности паразита и особенностей иммунного ответа конкретной популяции хозяина.

Опробованный нами подход дает возможность контролировать численность паразитирующих личинок в популяции хозяина по результатам оценки уровня специфических антител в ИФА. Для практических целей вполне достаточно получить показатели средней численности и экстенсивности заражения через варианты 3 или 4



4. $AT_c \rightarrow SC \rightarrow EI$ по уравнениям 4 и 3.

Для получения более полных характеристик зараженности популяции хозяина необходимо дополнительно обратиться к варианту 6 с решением уравнений 7 и 8



Предложенная схема контроля численности овечьего овода вполне может быть расширена за счет привлечения других методов определения уровня специфических антител и антигенов паразита в организме хозяина.

ВЫВОДЫ

1. В большинстве выборок распределение личинок в популяции хозяина и распределение показателей уровня специфических антител в сыворотках крови животных хорошо соответствуют модели негативного биномиального распределения.
2. На организменном уровне не выявлено строгой зависимости численности паразитирующих личинок и уровня специфических антител в сыворотке крови организма хозяина.
3. На популяционном уровне паразитарной системы овечьего овода установлена высокая коррелятивная зависимость показателей средней численности, распределения личинок со средними значениями экстинции в ИФР и средним уровнем специфических антител в сыворотке крови популяции хозяина.
4. Формализованные характеристики зависимости показателей специфического иммунного ответа и статистических значений зараженности популяции хозяина позволяют осуществлять опосредованный контроль численности личинок посредством определения среднего уровня сывороточных специфических антител в ИФА.

Исследование выполнено при поддержке РФФИ.

Список литературы

Аязбаев Д. М. Иммунологические аспекты паразито-хозяинных отношений при эстрозе овец и меры борьбы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алматы, 1990. 23 с.

Баллад Н. Е., Лейкина Е. С., Егоров А. М., Гаврилова Е. М., Зорихина В. И. Эффективность различных модификаций иммуноферментного

альвеококкоза. Сообщ. 2. Микрометод на планшетах // Мед. паразитол. 1982. № 2. С. 15–20.

Бреев К. А. О распределении личинок подкожных оводов в стадах крупного рогатого скота. 1. Негативное биномиальное распределение как модель распределения личинок оводов // Паразитология. 1968. Т. 2, вып. 4. С. 322–333.

Бреев К. А. О распределении личинок подкожных оводов в стадах крупного рогатого скота. 2. Экспонента негативного биномиального распределения как мера дисперсии заражения животных оводами // Паразитология. 1972. Т. 6, вып. 5. С. 381–394.

Калинина Н. Г., Сивков Г. С. Иммунологическая диагностика эстроза овец // Вопросы вет. арахноэнтомол. Тюмень. 1978. Вып. 12. С. 26–30.

Рокицкий П. Ф. Основы вариационной статистики для биологов. Минск, 1961. 221 с.

Марченко В. А. Некоторые закономерности развития овечьего овода в фазе личинки в Сибири // Антропогенные воздействия на сообщества насекомых. Новосибирск: Наука СО, 1985. С. 144–155.

Марченко В. А. О распределении личинок овечьего овода *Oestrus ovis* L. в популяциях хозяина в горных районах юга Сибири // Кровососущие и зоофильные двукрылые (Insecta: Diptera). (Сб. науч. тр. Зоол. ин-т. РАН). 1992. С. 110–113.

Марченко В. А., Марченко В. П. Выживаемость личинок овечьего овода *Oestrus ovis* L. в зависимости от состояния иммунной системы организма хозяина // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 2. С. 129–133.

Марченко В. А., Семенов П. В. Распространение и популяционная экология носоглоточного овода овец (*Oestrus ovis* L.) в Сибири // Фауна и экология членистоногих Сибири. Новосибирск: Наука СО, 1981. С. 240–242.

Семенов П. В. О развитии личинок носоглоточного овода овец *Oestrus ovis* L. при искусственном заражении ягнят // Изв. СО АН СССР. Новосибирск. 1981. Вып. 1. С. 104–109.

Урбах В. Ю. Биометрические методы. М.: Наука, 1964. 415 с.

Фрисман Е. Я., Гинсбург Э. Х., Федоров К. П. Стохастическая модель гельминтологического заражения. Сообщ. 1. Построение модели // Паразитология. 1973. Т. 6, вып. 5. С. 408–413.

Фрисман Е. Я., Гинсбург Э. Х., Федоров К. П. Стохастическая модель гельминтологического заражения. Сообщ. 2. Приложение модели // Паразитология. 1975. Т. 9, вып. 2. С. 112–121.

Bart A. G., Minar J. Basic regulatory parameters of the host-parasite system for warble flies of farm animals using *Hypoderma bovis* as an example // Folia Parasitologica (Praha). 1984. N 31. P. 277–287.

Bautista-Garfias C. R., Ruiz-Navarrete M. A., Morales-Meza F., Morilla-Gonzales A. Anticuerpos circulantes contra larvas de *Oestrus ovis* (Diptera: Oestridae) en cabras infestadas naturalmente // Folia Entomologica Mexicana. 1982. N 52. P. 75–86.

Bautista-Garfias C. R., Angulo-Contreras R. M., Garay-Garzon E. Serologic diagnosis of *Oestrus ovis* (Diptera: Oestridae) in naturally infested sheep // Medical and Veterinary Entomology. 1988. N 2. P. 351–355.

Curtain C. C., Fudenberg H. H. Evolution of the immunoglobulin antigens in the Ruminantia // Biochem. Genet. 1973. Vol. 8, N 3. P. 301–308.

Escaptin-Pena M., Bautista-Garfias C. R. Comparison of five tests for the serologic diagnosis of myiasis by *Gasterophilus* spp. larvae (Diptera: Gasterophilidae) in horses and donkeys: a preliminary study // Medical and Veterinary Entomology. 1993. N 7. P. 233–237.

Ilchmann G., Hiepe Th. Immunologische Untersuchungen zur Intravital-diagnostik der Oestrose // Mn. Veter. Med. 1985. Bd 40, H 9. S. 304–308.

Pruett J. H., Barrett C. C. Kinetic development of humoral anti Hypoderma lineatum antibody activity in the serum of vaccinated and infested Cattle // Southwest. Entomol. 1985. Vol. 10. P. 39-48.

Ribbeck R., Ilchmann G., Hiepe Th. Untersuchungen zur Immundiagnostik der Gasterophilose // Angew. Parasitol. 1984. Bd 25. S. 78-83.

Институт систематики и экологии животных
СО РАН, Новосибирск, 630091

Поступила 8.02.1996

DEPENDENCE OF SHEEP BOT FLY NUMBER LEVELS UPON
AN IMMUNE RESPONCE OF HOST

V. A. Marchenko

Key words: *Oestrus ovis*, larva, antibody, distribution, immune responce.

SUMMARY

The dependence of indices of the larvae number and their biomass upon characteristics of the immune responce in ELISA at organism and population levels of the *Oestrus ovis* parasitic system is discussed. It was determined, that the majority of larvae distribution excptions in the host population and the distribution of specific antibodies level indices in the serum blood of animals correspond to the model of the negative binomial distribution. The straight dependence of the parasitic larvae number on the specific antibodies level in the serum blood of host at the organism level of the parasitic system was not determined. The high correlative dependences of the mean number indices and of the distribution of larvae upon the mean value of extinction in the immunity enzyme reaction and upon the mean level of specific antibodies in the serum blood of the host population at the population level were determined. The control of the sheep bot fly larvae number is possible by the determination of the mean specific antibodies level in host population in ELISA.